Revue suisse Zool.	Tome 95	Fasc. 2	p. 329-352	Genève, juin 1988

Über bemerkenswerte Spinnen des Parc National du Mercantour (F) und seiner Umgebung (Arachnida: Araneae)

Mit Anmerkungen zum Endemismus in der Spinnenfauna der Meeralpen

in memoriam Prof. Dr. P. M. Brignoli (L'Aquila) [1]

von

Richard MAURER [2] und Konrad THALER [3]

mit 26 Abbildungen und einer Verbreitungskarte

ABSTRACT

Contribution to the knowledge of the spider fauna of the sea-alps (Southern France). — New datas on some little known (and partly endemic) spiders are presented: *Vesubia jugorum* (Simon) (Lycosidae), *Coelotes osellai* De Blauwe, *C. pabulator* Simon, *C. poweri* Simon, *Cybaeus vignai* Brignoli? (description of the male), *Tegenaria ligurica* Simon (Agelenidae), *Louisfagea rupicola* (Simon), *Centromerus pasquinii* Brignoli, *Lepthyphantes agnellus* n. sp., *Turinyphia clairi* (Simon) (Linyphiidae).

The origin of the rich endemic spider fauna of this region of the Alps is discussed. Special reference is given to new dates on tertiary and quarternary climatic evolution in Europe with its influences on landscape and biosphere.

EINLEITUNG

Die Kenntnisse über die Spinnenfauna des Alpenraumes sind heterogen: Die Nordalpen sind besser bekannt (z. B. THALER 1979, 1980, 1986 etc., NIKOLIC & POLENEC 1981), während in den Süd- und Südwestalpen erhebliche Lücken bestehen. Anlässlich verschiedener Revisionsbemühungen bei den Agelenidae (DE BLAUWE 1973, 1975, BRIGNOLI

[1] Verstorben am 8. Juli 1986.

[2] Kirchrain 1, CH-5113 Holderbank.

[3] Institut für Zoologie der Universität Technikerstrasse 25, A-6020 Innsbruck.

1971*b*, 1977, 1978*a*, MAURER 1982*a, b*) sowie bei der Bearbeitung von Höhlenspinnen des Alpensüdrandes (BRIGNOLI 1971*a*, 1979*a* etc.) ist immer wieder die Feststellung gemacht worden, dass vor allem die französische Seite der Meeralpen mit ungenügendem Material vertreten ist, obwohl es sich hier um ein Gebiet von biogeographisch zentralem Interesse handelt. Eine vierwöchige Exkursion im Sommer 1986 bot daher Gelegenheit, den Wissensstand bei verschiedenen bemerkenswerten Arten zu erweitern. Die nachstehenden Ausführungen sollen im weiteren dazu dienen, das für die Meeralpen besonders interessante Endemismusproblem im Lichte neuerer geologischer und paläökologischer Untersuchungen zu interpretieren.

Folgenden Institutionen und Persönlichkeiten sind wir zu Dank verpflichtet: Der Kommission für Reisestipendien für Botanik, Zoologie und Erdwissenschaften der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft (Präsident: Prof. Dr. V. AELLEN, ab 1986 Prof. Dr. P. KUEPFER) für einen Beitrag an R. M., der Regierung des Kantons Aargau für die Gewährung eines Urlaubes an R. M., der Direktion des Parc National du Mercantour, Nizza (M. P. MERVEILLEUX DU VIGNAUX) für die Bewilligung von Untersuchungen im Gebiet des Nationalparks, Herrn PD Dr. W. HAEBERLI, Versuchsanstalt für Wasserbau und Glaziologie der ETH Zürich für paläoklimatische Grundlagen, Herrn Prof. Dr. W. PARPAN, HTL Windisch für REM-Aufnahmen, Herrn UD Dr. W. RESCH, Institut für Geologie der Universität Innsbruck für paläoklimatische und geologische Grundlagen, sowie Herrn Dr. R. SCHMID-HOLLINGER, Unterentfelden, für zahlreiche Hinweise auf florengenetische Untersuchungen. K. Th. verdankt Unterstützungen durch den Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich (Projekt Nr. 5910 B).

Deponierung: MHNG Muséum d'Histoire naturelle de Genève, MNHP Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, NMW Naturhistorisches Museum Wien, CTh Arbeitssammlung Thaler, CM Arbeitssammlung Maurer.

Die Publikation ist dem unermüdlichen und virtuosen Förderer der Arachnologie des Mittelmeerraumes, Prof. Dr. P. M. BRIGNOLI gewidmet, der am 8. Juli 1986 im Alter von 44 Jahren überraschend an einem Herzversagen verstorben ist.

FUNDUMSTÄNDE UND MATERIAL

Während der Zeit vom 12.7.-6.8.1986 ergab sich die Möglichkeit, im Bereich der französischen Meeralpen (Dép. Alpes-Maritimes) vom col de Turini bis col de Tende mittels Barberfallen (5 Lokalitäten) und Handfängen Spinnen aufzusammeln. Die untersuchten Stellen lagen zwischen 500 m und 2800 m Seehöhe und umfassten verschiedene offene Pflanzengesellschaften, Wälder und vor allem Blockhalden der alpinen Stufe (Klassifikation in BARBERO *et al.* 1973). Hauptziel waren die subalpinen und alpinen Lagen im Grenzbereich Italien/Frankreich. In den tieferen Standorten waren kaum mehr reife Männchen anzutreffen.

Von den rund 800 Tieren waren 460 adult, wovon 177 aus Barberfallen stammten. Abgesehen von den höchstgelegenen Sammelstellen war überraschenderweise vor allem eine Barberfallengruppe im vallée de la Minière, unterhalb Les Mèsces (1200 m, Föhrenwald) ergiebig, erbrachte sie doch u. a. 18 adulte *Tegenaria ligurica,* 11 m von *Cybaeus vignai*? sowie ein m von *Louisfagea rupicola.*

In diesem Zusammenhang werden zudem einige Fänge von K. Th. in den angrenzenden Gebieten von Piemont und Ligurien mitgeteilt. Weitere Dubiosa aus dem vielfältigen Material bleiben einer späteren Bearbeitung vorbehalten.

ANMERKUNGEN ZU EINZELNEN ARTEN, BESCHREIBUNGEN

Vesubia jugorum (Simon, 1881) (Abb. 1, 2, 14)

1968 Tongiorgi, *Mem. Mus. civ. St. nat. Verona* 16: 107-112.
1969 Tongiorgi, *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat., Mem. B* 75: 255-264.

Funde

7 ♀, 2.8.1986, oberhalb col du Sabion, Nähe Blockhaus, unterhalb Punkt 2474, davon 6 ♀ mit Kokon (1 ♀ CTh, 1 ♀ CM 1 ♀ MHNG, 1 ♀ NMW),
1 ♂, 1 ♀ (frisch gehäutet), 4.8.1986, Baisse du Basto, 2720 m (CM),
1 ♀, 4.8.1986, lac du Basto, 2380 m (mit Kokon),
3 ♀, 6.8.1986, lac de l'Agnel, 2530 m (alle mit Kokon),
1 ♀, 6.8.1986, auf Nordgrat oberhalb lac de l'Agnel, 2750 m,
1 ♀, 3.10.1972, Viozene westl. Ormea, Südabfall des M. Mongioie, >2000 m (keine exakte Höhenangabe verfügbar), Piemonte.

Bemerkungen

Das männliche Geschlecht dieser schwarzgrau-robusten (Körperlänge 15-18 mm, Cephalothorax 7-9 mm), monotypisch-endemischen Lycosidengattung der Meeralpen wurde erst 1969 entdeckt und seither nicht mehr in der Literatur erwähnt. In Ergänzung zu den Angaben Tongiorgi's sollen nachstehend einige Beobachtungen dargelegt werden.

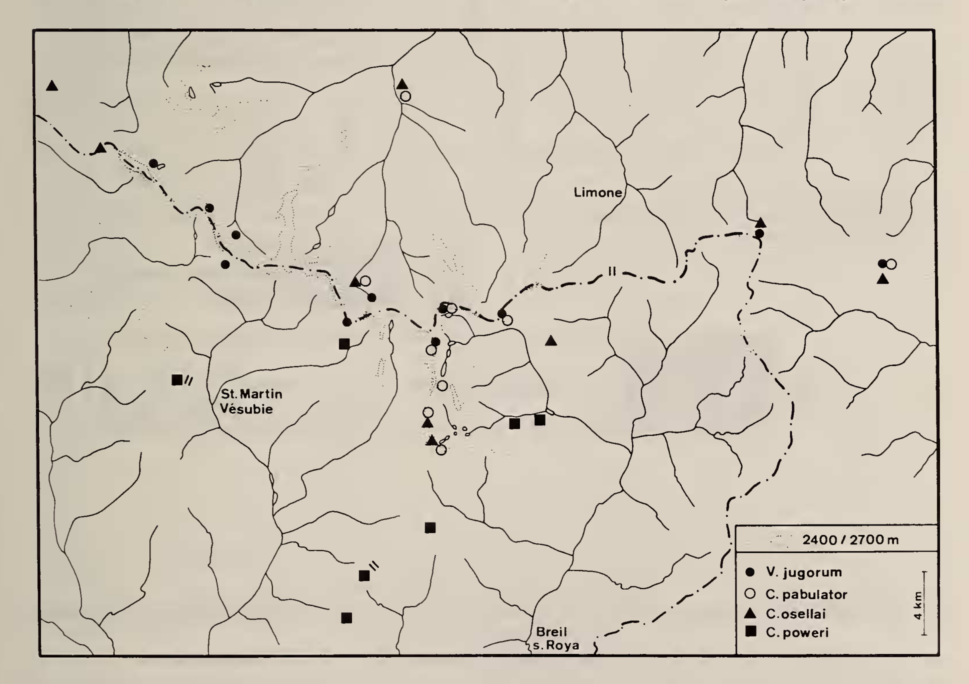


Abb. 1.

Fundorte von *Vesubia jugorum, Coelotes osellai, C. pabulator* und *C. poweri.* Die Karte deckt das gesamte bisher bekannte Verbreitungsgebiet von *V. jugorum* und *C. poweri* ab, während *C. osellai* bis in die Cottischen Alpen vorkommt.
Die Nordgrenze der südalpinen *C. pabulator* ist nicht bekannt.

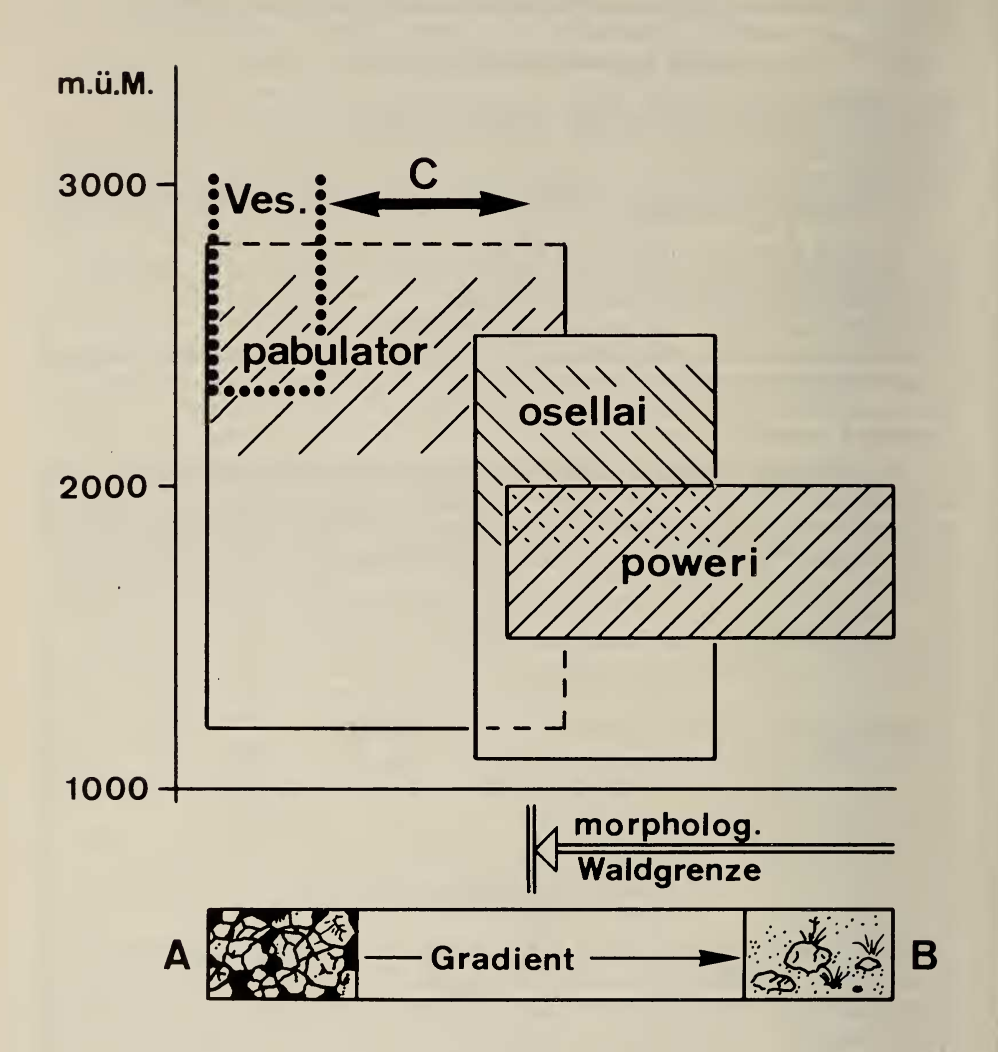


Abb. 2.

Habitate von *Vesubia* und *Coelotes.*
A: Lockerschutt, grobblockig mit hohem Anteil an Klüften; höchstens randliche Steine und Blöcke in Feinmaterial eingebunden
(dieses mineralisch und kaum durch Pflanzenwurzeln und -polster verfestigt;
B: Halb eingewachsener Schutt mit wenig grobblockigem Material, oder randliche Bereiche von Schutthalden; eingewachsene Steine in Feinmaterial mit organischem Material, meist durchwurzelt;
C: Für die Zeit der Brutpflege weichen die weiblichen Tiere von *Vesubia* auf verfestigte Randlagen von Blockhalden aus.
,,Morphologische Waldgrenze'' deutet die Grenze der Waldfähigkeit auf groben Blockhalden mit fehlendem Feinmaterial an. Zwischen *C. osellai* und *C. pabulator* wird Konkurrenz vermutet.

Alle weiblichen Tiere mit Kokon wurden am Rande grobblockiger, hochalpiner Schutthalden gefunden, wo sie sich einzeln in einer geschlossenen, ausgesponnenen Höhlung unter aufliegendem Stein aufhielten. Oft lagen die Gespinste von 2-3 ♀ in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander. Der Wohnschlauch befand sich stets direkt angrenzend an den offenen Blockschutt, nie in verfestigten, eingewachsenen Bereichen, und entsprechend erfolgte eine Flucht bei starker Störung auch regelmässig in Richtung des unbewachsenen Blockmaterials. Das ♂ sowie das frisch gehäutete ♀ wurden im zentralen Bereich des offenen Lockerschuttes gefangen. Dieser stellt offensichtlich das eigentliche Jagdgebiet der Art dar; das über einige Zeit beobachtete Verhalten des Männchens entspricht genau demjenigen von *Pardosa nigra* bzw. *Acantholycosa:* Die Tiere jagen bei gleissendem Sonnenschein, verschwinden jedoch bei der geringsten Erschütterung oder bei Beschattung im Spaltensystem des Blockwerkes, um nach einigen Minuten in der Nähe wieder aus der Dunkelheit aufzutauchen und die Jagd fortzusetzen.

Der Aufenthalt der Weibchen mit Kokon in Randlage der Schutthalden ist vermutlich auf die Zeit von Eiablage und Brutfürsorge beschränkt, deren Dauer unbekannt ist.

Die ökologische Abgrenzung von *Vesubia* gegenüber dem sympatrischen *Coelotes pabulator,* der unter 10 cm von *Vesubia* entfernten Steinen vorkommen kann, geht aus Abbildung 2 hervor.

Epigyne und Taster der Art sind von Tongiorgi (1968,1969) hervorragend abgebildet. Hingegen fehlt bis heute eine Darstellung der Vulva, was hiermit ergänzt wird (Abb. 14). Die Karte in Abbildung 1 zeigt die bisher bekannten Fundorte der Art. Wenn auch — wie schon Tongiorgi betont — der Schwerpunkt des Vorkommens im Bereich des kristallinen Sockels der Meeralpen liegt, so sind doch nun auch einige Funde aus dem Kalkgebirge bekannt geworden. Unterhalb von 2300 m verlief unsere Nachsuche ergebnislos. Damit ist die horizontale Ausdehnung des Areals dieser monotypischen Gattung auf einen Bereich von 50 km Breite in den Meeralpen beschränkt.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Art sind nach Tongiorgi unklar. Er postuliert eine spätmiozäne oder pliozäne Ausdifferenzierung, verbunden mit einer Einwanderung aus asiatischen Gebirgen. Demgegenüber sprechen aber verschiedene Argumente für die Auffassung, dass es sich um einen Fall von Paläoendemismus handelt. Die Art überlebte möglicherweise bereits am Ende des Tertiärs nur noch als Relikt.

Coelotes

1981 Maurer, *Boll. Mus. Civ. St. nat. Verona* 8: 165-183.

F u n d e

C. osellai De Blauwe, 1973

4 ♀, 8.7.1983, Baisse de la Peyréfique, 2028 m, Kalkschutthalde ausserhalb Föhrenwald auf Alpweide,
5 ♀, 24.7.1986, col du Diable, 2400 m, NE-exponierte, halb eingewachsene Geröllhalde, Grasheidestufe,
1 ♀, 1.8.1986, Pas-de-l'Arpette, 2350/2400 m, helb eingewachsenes Geröll in alpiner Grasheide (alle CM).

C. pabulator Simon, 1875

2 ♀, 1 ♂, 22.7.1986, Baisse de Valmasque, 2450-2550 m, in offener Geröllhalde, N-exponiert, z. T. mit Schneeresten (CM),

2♀, 24.7.1986, col du Diable, 2400 m, halb eingewachsene Geröllhalde, Ne-exponiert (CM),
3♀, 1.8.1986, Pas-de-l'Arpette, 2350/2400 m, unter halb eingewachsenem Geröll (CM),
3♀, 4♂, 2.8.1986, NW col du Sabion, 2490 m, in offener Geröllhalde mit grobblockigem Schutt (CTh, CM),
4♀, 2♂, 4.8.1986, Baisse du Basto, 2770 m, in offener Geröllhalde, W-exponiert (CTh, CM),
3♀, 2♂, 6.8.1986, lac de L'Agnel, 2530 m, in Geröllhalde im Übergang Lockerschutt — eingewachsene Ränder (CTh, CM) (Weitere Funde in Piemonte: MAURER 1982*b*).

C. poweri Simon, 1875

2♀, 4♂, 29.7.1986, L'Authion, 2075 m, in halb eingewachsenen Steinhaufen auf Alpweide, knapp oberhalb der Waldgrenze,
1♀, 18.7.1986, am Weg Les Mèsces — V. d. Merveilles, 1700 m, im Blockschutt eines Goldregen-Lärchenwaldes,
3♂, 29.7.1986, Forêt de Turini, Cime-de-la-Calmette, 1700 m, unter Steinen und Holz in Fichtenwald,
2♀, 10.7.1983, Forêt de Turini, unter Steinen im Fichtenwald nördl. Passhöhe des col de Turini,
1♀, 9.7.1983, oberhalb Les Mèsces, 1580 m, in Geröllhalde im Lärchenwald (alle CM).

B e m e r k u n g e n

In den Meeralpen sind drei *Coelotes*-Arten nachgewiesen:

C. poweri in hochmontaner bis subalpiner Lage (bis knapp über die Waldgrenze), teils sehr häufig unter bodenaufliegenden Steinen oder Holz, vorwiegend jedoch im Wald. Alle bisherigen Funde sind in der Karte Abb. 1 eingezeichnet. Die Art ist für das Gebiet der Meeralpen endemisch.

C. osellai, hochmontan/subalpin bis hochalpin, Schwerpunkt bei 1800-2400 m, vorwiegend unter halb eingewachsenen Steinen stabilisierter Geröllhalden. Die tiefgelegenen Funde befinden sich ebenfalls ausserhalb des Waldareals; hochalpine z. T. syntopisch mit *C. pabulator.* Die Art ist für die Meer- und Cottischen Alpen endemisch.

C. pabulator, hochmontan/subalpin bis hochalpin/subnival, Schwerpunkt bei 2400-2600 m, Gespinste wie bei *C. osellai* unter Steinen und Blöcken, die verfestigtem Feinmaterial von Schutthalden aufliegen, bei Blockhalden vorwiegend in Randlagen, z. T. in unmittelbarer Nachbarschaft zu *Vesubia.*

Schon KULZCYNSKI (1906) unterscheidet zwischen französischen und schweizerischen *C. pabulator.* Genaue Vergleiche zwischen Populationen aus dem Schweizer Jura, dem Mont-Ventoux und den Meeralpen haben ergeben, dass in den Geschlechtsorganen keine charakteristischen Unterschiede bestehen. Die Individuen der Meeralpen weisen jedoch ausnahmslos übergrosse Körpermasse auf (Gesamtlängen bis zu 20 mm gegenüber durchschnittlich 10 mm bei den übrigen Vertretern), sodass man an Pflanzensippen mit polyploidem Chromosomensatz erinnert wird (Apo-Endemiten nach FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS 1961).

Die Habitatunterschiede der drei Arten und im Vergleich zu *Vesubia* sind in Abbildung 2 zur Darstellung gebracht.

Cybaeus vignai Brignoli, 1977? (Abb. 6-8, 10)

1977 BRIGNOLI, *Quad. Circ. speleol. „V. Rivera“* 2: 32.

F u n d e

11♂, aus Barberfallen, 16.7.-6.8.1986, Les Mèsces, 1200 m, gleicher Standort wie *T. ligurica:*

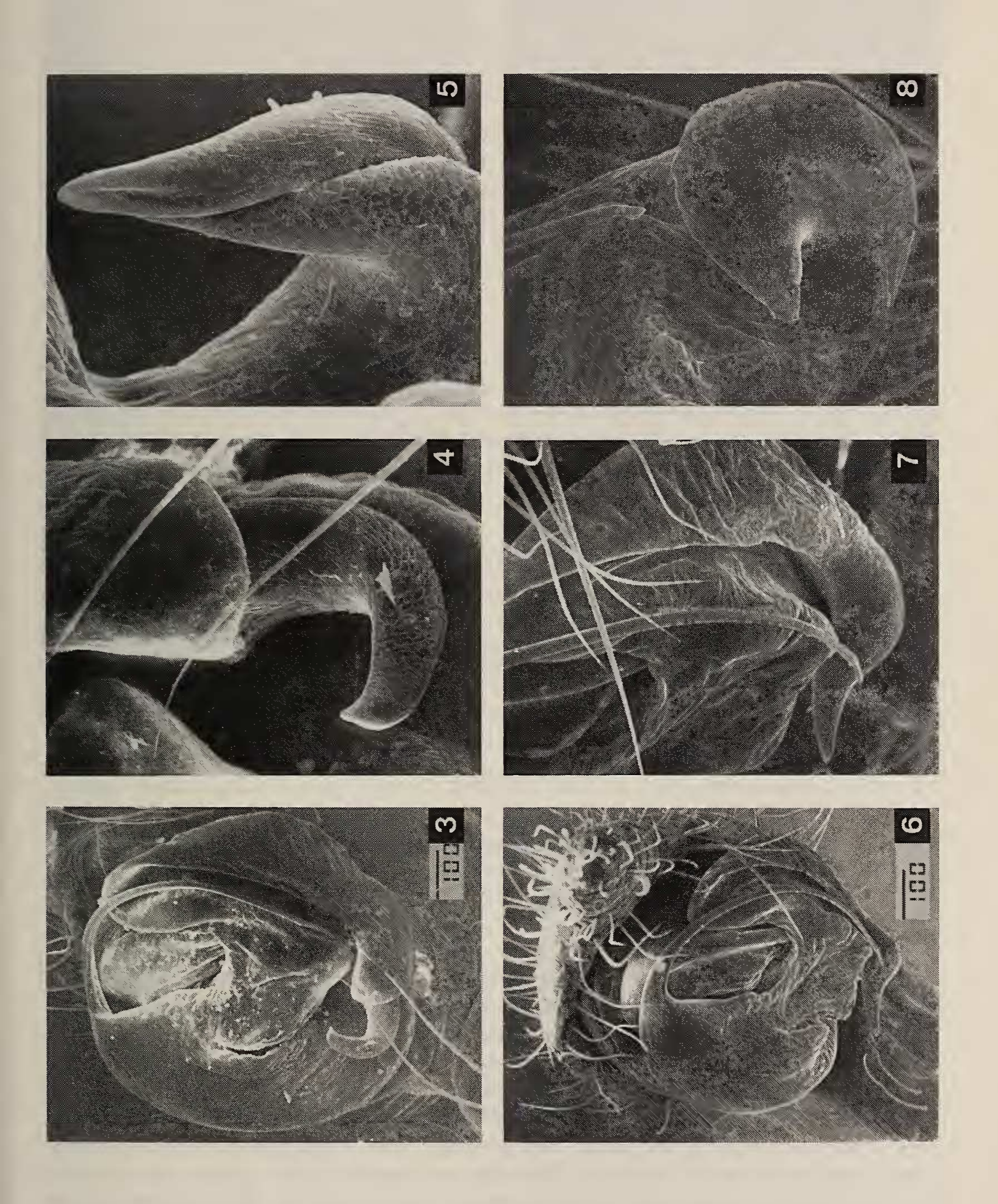


ABB. 3-8.

3-5: *Cybaeus tetricus,* m; Bulbus mit Einzelheiten (3: 65×, 4: 230×, 5: 500×)
6-8: *C. vignai*?, m; Bulbus (6: 65×, 7: 120×, 8: 230×).

N-exponierter Föhrenwald (Série de la pessière-sapinière, faciès à Pin sylvestre: BARBERO *et al.* 1973), Leg. MAURER,
1 ♀, 5.8.1986, Le Moulinet, V. Peira Cava, 900 m, bewaldeter Schatthang (Bois d'*Ostrya* et faciès à *Castanea:* BARBERO *et al.* 1973), Leg. THALER, CTh.

B e m e r k u n g e n

BRIGNOLI hat 1977 unter *C. vignai* ein w aus den Ligurischen Alpen beschrieben; die Art konnte im Waldkomplex des Forêt de Turini wiedergefunden werden. Sie ist nach unserer Auffassung mit grosser Wahrscheinlichkeit konspezifisch zu den elf in Barberfallen gefangenen m von Les Mèsces. Zu *C. tetricus* bestehen die folgenden Differenzen:

Während die Gesamtlänge von *t.* ca. 6,5 mm beträgt, misst *v.* nur ca. 5 mm. Markant sind die Unterschiede im Taster: Proximales Ende des Konduktors bei *t.* halbkreisförmig-hakenförmig gebogen und mit Furche, bei *v.* stiftförmig, leicht s-förmig gebogen, ohne Furche oder Rinne. Patellarapophyse bei *v.* graziler und mit ca. 40 Tuberkeln, bei *t.* massiv-plumper, mit ca. 50 Tuberkeln. Alle übrigen Merkmale wie bei *tetricus,* Übereinstimmung auch in Habitus und in der Färbung. Das Weibchen wie der Typus von Brignoli mit ungezeichnet-hellgraulichem Abdomen; die Männchen (aus geographischen Gründen mit grosser Wahrscheinlichkeit zugehörig) allerdings relativ dunkel und kontrastreich.

Die Art lebt epigäisch/unter bodenaufliegenden Steinen oder Holz in der Streuschicht kolliner und montaner Wälder der Meer- und Ligurischen Alpen (Certosa di Pesio, 859 m). Ev. endemisch?

A u f b e w a h r u n g

2♂ MNHP, 2♂ MHNG, 2♂ CTh, 5♂ CM.

Tegenaria ligurica Simon, 1916 (Abb. 11-13)

1976 DRESCO & CELERIER, *Ann. Spéléol.* 31: 219-221.

F u n d e

8 ♀, 10♂, aus Barberfallen, 16.7.-6.8.1986, Les Mèsces, 1200 m (gleicher Standort wie C. vignai?), Leg. MAURER,
1♂, 16.7.1986, unter grossem Block am Rande eines Waldweges, unweit der ersten Stelle, Leg. MAURER,
1♂, 3 sad., 1.10.1972, Liguria, zwischen Pontinvrea u. Giusvalla, ca. 500 m, Leg. THALER.

B e m e r k u n g e n

BRIGNOLI (1971*b*) weist auf die unvollständigen Kenntnisse über diese grosse, bunt und kontrastreich gefärbte Art hin. Bis zur Verifikation der Verhältnisse durch DRESCO & CELERIER (1976) war die Art erst durch vier Individuen und gleichzeitig von vier Fundorten bekannt: Menton, Le Moulinet, Peira Cava (A. Maritimes), sowie Prov. Salerno (I), Grava die Vesolo. Eines der Tiere ist verschollen. Der unveränderte Wissensstand wird von BRIGNOLI (1978, 1981: Abb. 8) bestätigt. Die vorliegende Barberfallenausbeute war daher eine Überraschung und zeigte, dass innerhalb einer Population offenbar in beiden Geschlechtern eine hohe epigäische Aktivität vorherrschen kann. Umso merkwürdiger erscheint, dass die Art so selten gefunden wurde. Schwerpunkt des Vorkommens scheint die Montanstufe der Meeralpen zu sein. Der süditalienische Fund ist vorläufig noch immer nicht interpretierbar.

Abbildung 13 liefert eine Ansicht der Vulva, die bisher noch nicht dargestellt wurde.

A u f b e w a h r u n g

1♂/1♀ MNHP, 1♂/1♀ MHNG, 2♂/1♀/3 sad. CTh, übrige CM.

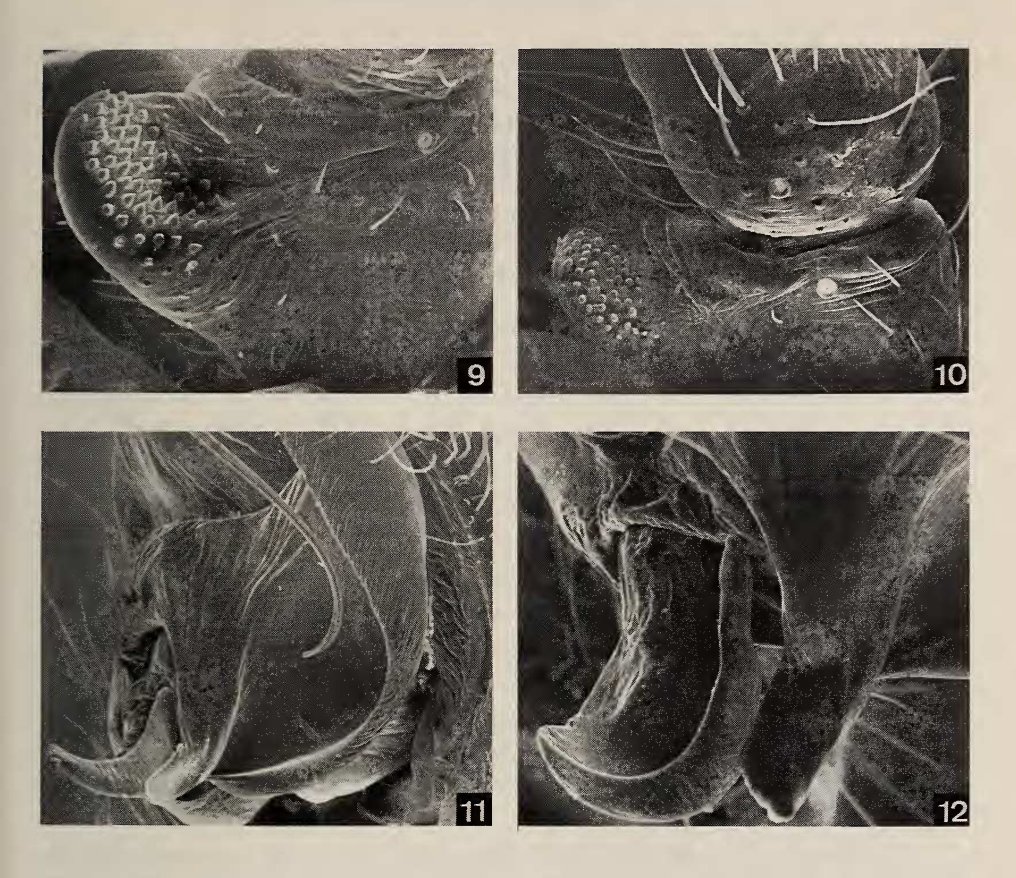


ABB. 9-12.

9: *Cybaeus tetricus,* Patellarapophyse (100×)
10: *C. vignai*?, Patellarapophyse (100×)
11, 12: *Tegenaria ligurica,* m; Bulbus mit Apophysen (11: 50×, 12: 100×)

Louisfagea rupicola (Simon, 1884) (Abb. 15/16)

1971*a* BRIGNOLI, *Fragm. ent.* 7: 161.
1976*b* THALER, *Bull. Br. arachnol. Soc.* 3: 205.
1979*b* BRIGNOLI, *Quad. Mus. speleol. ,,V. Rivera"* 5: 36.
1986 WUNDERLICH, pp. 119/120.

Funde

1 ♀, 9.7.1983, oberhalb Les Mèsces, 1580 m, in Geröllhalde eines Goldregen-Lärchenwaldes,
1 ♀, 14.7.1986, Gias des Pasteurs, 1975 m, hinter grobblockigem Schutt einer Geröllhalde ausserhalb des Waldareals,
1 ♂, aus Barberfallen, 16.7.-6.8.1986, unterhalb Les Mèsces, 1200 m (gleicher Standort wie C. vignai?), alle CM.

Bemerkungen

Die Verwandtschaftsverhältnisse der Art sind weiterhin Gegenstand von Diskussionen. BRIGNOLI (1979*b*) hat erneut *Louisfagea* mit *Pimoa* und *Acrometa* (die letztere fossil) verglichen und an der Eigenständigkeit der Gattung festgehalten. WUNDERLICH (1986) stellt die Gattung nun zusammen mit *Pimoa* zu den Linyphiidae/Pimoinae (n. subfam.); die frühere Synonymisierung mit *Acrometa* verwirft er.

Wir vertreten die Auffassung, dass es sich um eine paläoendemische Art für den Bereich Meeralpen — toskanischer Apennin handelt, mit der vikarianten Art *L. breuli* in nordspanischen Gebirgen.

Die bisher ungenügend dokumentierte Vulva rechtfertigt deren Darstellung in Abbildung 16.

Centromerus pasquinii Brignoli, 1971 (Abb. 20-26)

1971*a* BRIGNOLI, *Fragm. ent.* 7: 143 (m/w, n. sp.).
1972 BRIGNOLI, *Quad. Spel.* 1: 44.
1975 BRIGNOLI, *Notiz. Circ. Spel. Romano* 20: 9 (m/w).
1985 BRIGNOLI, *Mem. Mus. civ. St. nat. Verona (II. ser.), sez. biol.* 4: 54.

Funde

3♂, 2♀, 2.10.1972, Piemonte: Isola Perosa östl. Ormea, 600 m, aus Förna eines feuchten Grabens in Eichen-Buschwald (1♂/1♀ CTh, 1♂/1♀ MHNG, 1♂ CM).

Bisher nur von Brignoli aus verschiedenen Höhlen Italiens gemeldet; dort anscheinend weit verbreitet, von Piemont und Ligurien bis zu den Marken und Latium. Demnach eine hygrophile Freilandform, die wie andere Linyphiidae Höhlenhabitate zu besiedeln vermag.

C. pasquinii ist von den mitteleuropäischen Arten der Gattung besonders durch die Entwicklung der Radix zu unterscheiden; möglicherweise ist sie als adriatomediterranes Faunenelement zu interpretieren.

Lepthyphantes agnellus n. sp. (Abb. 17-19)

Fundorte, Material

5♀, 3.10.1972, Mt. Mongioie bei Viozene/Ormea, 1950-2100 m, Piemonte, Grasheide mit reicher Schuttbedeckung (Leg. THALER, 2♀ MHNG, 1♀ NMW, 2♀ CTh),
1♀, 1.8.1986, Pas-de-l'Arpette, A. M., 2400 m, zwischen groben, auf grusigem Untergrund aufliegenden Blöcken (CM),
1♀, 6.8.1986, lac de l'Agnel, A. M., 2530 m, zwischen nacktem Blockwerk (Holotypus, Leg. MAURER, Deponierung MHNG).

Diagnose: Hochalpine Art aus Blockwerk der Meer- und Ligurischen Alpen. Unverkennbar ist der geflügelte Scapus (m unbekannt).

Derivatio nominis: Adjektiv, benannt nach dem zentral gelegenen Fundort lac de l'Agnel.

Beschreibung: Cephalothorax weisslichgelb mit hellbraunem Schimmer, gegen der Rand schwache Verdunkelung angedeutet; Augen schwarz umrandet. Abdomen

milchigweiss mit leicht bräunlichem, z. T. schwärzlichem Anflug, Unterseite schwärzlich übertönt, insbesondere im Randbereich gegen das erste Coxenpaar und das Labium; ventralseite des Labiums dunkelgrau. Beine bräunlichgelb, Coxen im distalsten Bereich an der Unterseite grau wie das Sternum. Chelizeren am vorderen Falzrand mit zwei markanten Zähnen und einem sehr kleinen inneren Zahn; hinterer Falzrand mit fünf feinen, in enger

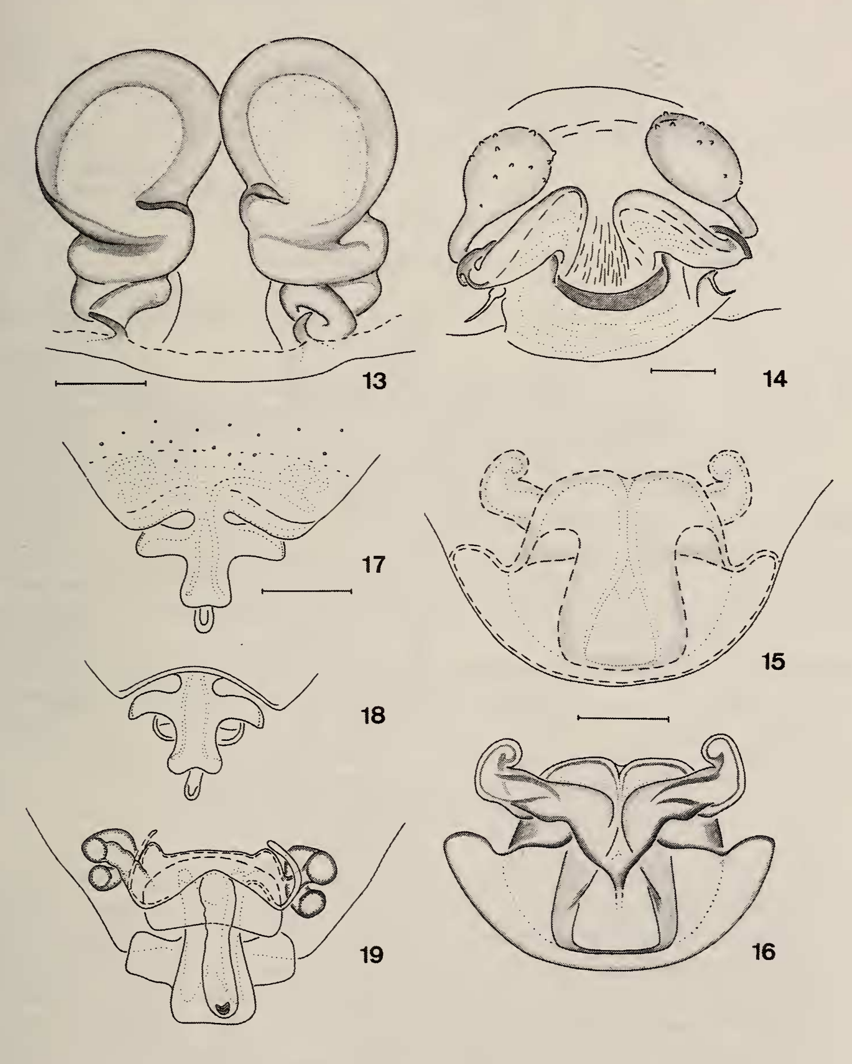


ABB. 13-19.

13: *Tegenaria ligurica,* Vulva (Maßstab 0,25 mm)
14: *Vesubia jugorum,* Vulva (Maßstab 0,25 mm)
15/16: *Louisfagea rupicola,* Epigyne und Vulva (Maßstab 0,25 mm)
17-19: *Lepthyphantes agnellus* n. sp.: 17: Epigyne v. ventral (Maßstab 0,5 mm), 18: Epigyne etwas aufgekippt, 19: Vulva.

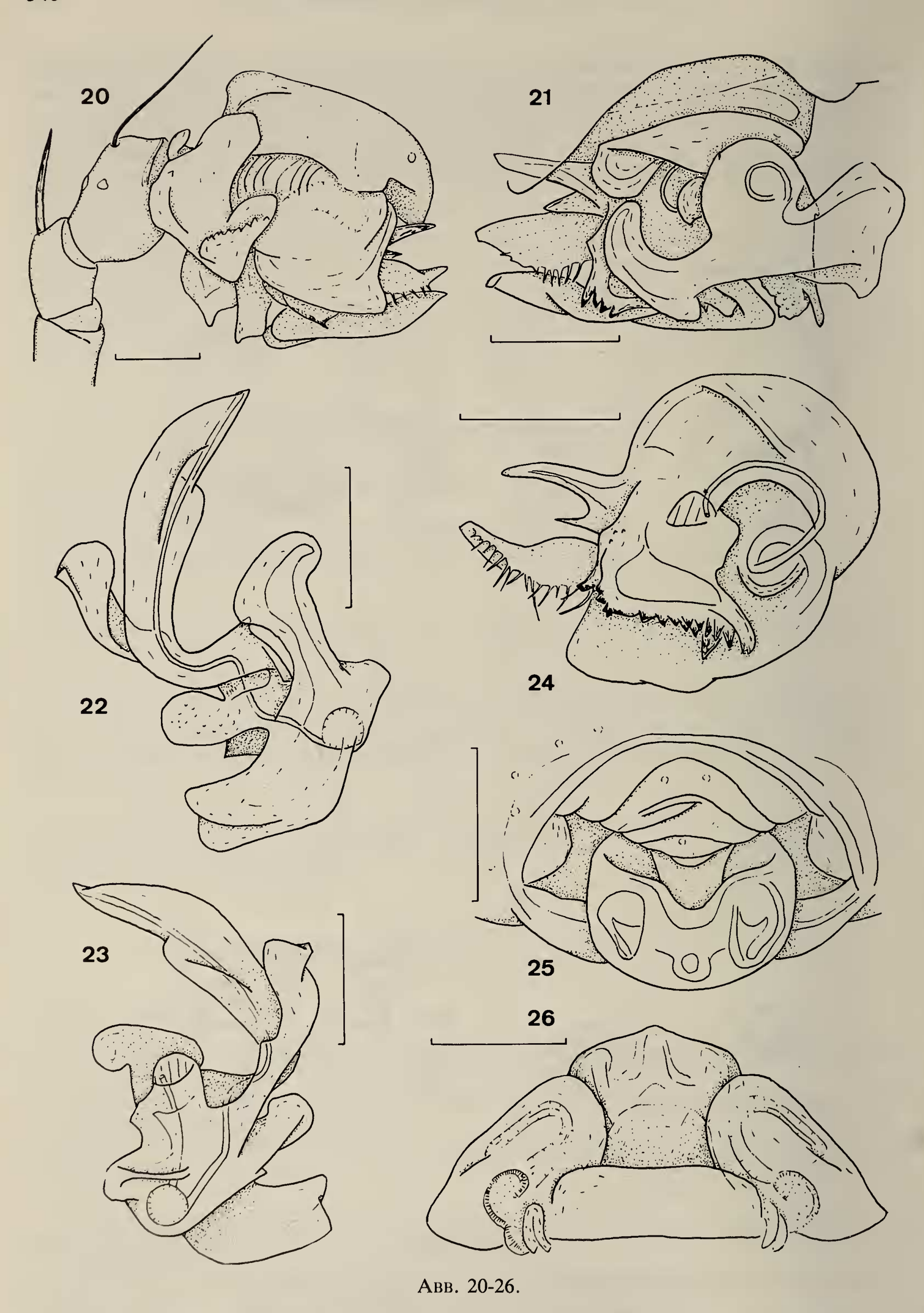


ABB. 20-26.

Centromerus pasquinii. 20: m Taster von prolateral, 21: Bulbus von prolateral, 22: Endapparat von ventral, 23: Endapparat von dorsal, 24: tegulum und Suprategulum von prolateral, 25: Epigyne von ventral, 26: Epigyne von aboral. Maßstäbe 0,10 mm.

Reihe stehenden Zähnchen, nach medial grösser werdend. Schrilleistenfeld ca. 1/3-2/5 der Breite des Chelizerendurchmessers, ca. 2/3 der Chelizerenlänge, mit ca. 16 relativ eng stehenden Leisten.

Grösse: Gesamtlänge 1,8-2 mm, Cephalothorax 0,8 mm. Fe I 1,2 II 1,1 III 1,0 und IV 1,15 mm, Beine insgesamt I 4,4 II 4,2 III 3,0 IV 4,15 mm.

Beinbewehrung [1]:	Fe I	l' (in 0,6)
	Ti I	d [l' l'' d]
	Ti II-IV	d (l''d)
	Met I-III	d (in 0,3)

Becherhaare auf Met I-III (I: 0,15)

Epigyne/Vulva: Abbildung 17/19. Markant und unverwechselbar ist der im Mittelteil geflügelte Scapus.

Beziehungen: unklar.

Turinyphia clairi (Simon, 1884)

1982 Van Helsdingen, *Rev. arachnol.* 3: 174 (♂/♀, nov. gen.).

Funde

1♂/1♀ (frisch gehäutet), 4.8.1986, lac du Basto, 2400 m (CM),
1♀, 6.10.1972, Piemonte: V. Gesso, S. Anna di Valdieri, 1040 m (MHNG),
1♀, 6.10.1972, Piemonte: V. Gesso, Terme di Valdieri, 1400 m (MHNG),
1♀, 6.10.1972, Piemonte: V. Grana, Pradleves, 870 m (NMW),
1♀, 7.10.1972, Piemonte: V. Grana, Pradleves, 950 m (CTh),
2♂/1♀, 8.10.1972, Piemonte: Pilone ob Bagnolo Piemonte, 1050 m (CTh), (alle leg. Thaler).

Die Funde in Piemonte gelangen in der Bodenschicht der Bergwälder, in Buchen- und Buchenmischwäldern (Fichte, Tanne). Die Exemplare von lac du Basto hatten feine Netzdecken zwischen grobem Blockschutt am Fuss einer Felswand in der alpinen Grasheide gesponnen.

Monotypische Gattung, anscheinend ein weiteres „altes Element" der Meeralpen, das am Rande der Poebene weiter nach Norden vordringt.

ANMERKUNGEN ZUM ENDEMISMUS IN DER SPINNENFAUNA DER MEERALPEN

Die hohe Bedeutung der Meeralpen für kleinräumig lokalisierte Arten und Unterarten ist nicht nur für die Pflanzenwelt, sondern auch für zahlreiche Tierarten nachgewiesen. Brignoli (1979*a*, 1981) hat sie auch für die Arachnofauna in Erinnerung gerufen; trotzdem ist die Beurteilung des gesammelten Materials erschwert durch den erstaunlich dürftigen Kenntnisgrad der südwestalpinen Spinnenfauna. Nach Brignoli (1981) überschneiden sich im Gebiet Provence — Ligurien die drei für Italien charakteristischen Typen von Endemiten: Alpine Endemiten — Endemiten des Apennins — Endemiten der klimatisch bevorzugten Küstenbereiche südlich der 8°C — Isotherme (Januar). Damit resultiert in der untersuchten Region ein hoher Endemitenreichtum. Allerdings vermag diese Erklärung

[1] Borstenstellung: d,l,v Position dorsal, lateral, ventral; ',", l_a Position pro-, retrolateral, apical; () Stachelpaare, [] Wirtel.

die Sache nicht vollumfänglich zu treffen, ist doch die Definition des Endemismus eine Frage des Maßstabes, und eine räumliche Einengung auf die eigentlichen Meeralpen ändert an der herausragenden Bedeutung dieses Gebietes nichts.

Um das Problem besser verstehen zu können, ist ein Vergleich mit den reichlicher dokumentierten Verhältnissen in der Flora sowie mit beispielhaft untersuchten Tiertaxa von Nutzen. So sind insbesondere FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961), BARBERO (1968), PAWLOWSKI (1969, 1970) und OZENDA (1985) den grundsätzlichen sowie regionsspezifischen Fragen nachgegangen. Drei Hauptgebiete der Alpen weisen einen erhöhten Endemitenanteil auf: Die Südostalpen (insbesondere Karnische und Julische Alpen), die Südalpen zwischen Comer- und Gardasee und den Trientiner Alpen, sowie das reichste Gebiet, die Meer- und Ligurischen Alpen.

Auffällig ist die Verteilung der Endemiten auf die verschiedenen Biotope: Die Hälfte der 41 endemischen Pflanzen der Meeralpen ist den Felsspaltengesellschaften, vier weitere den Kalkgeröllgesellschaften zuzuordnen. Demgegenüber sind die Waldgesellschaften sehr arm an Endemiten. Auch im Balkan nimmt der Reichtum an Felsspaltenendemiten gegen Süden zu. Nach PAWLOWSKI (1969) haben diese Pflanzengesellschaften den Endemismus deshalb gefördert, weil sie als Initial- oder Folgegesellschaften mit zerstückeltem Areal, jedoch mit Dauergesellschaftscharakter, den räumlichen Fluktuationen aufgrund der schroffen Klimaänderungen seit dem Tertiär viel weniger ausgesetzt waren als Klimaxgesellschaften wie Wälder, die bald zurückwichen, bald vorrückten und in ihren Artenzusammensetzungen starken Schwankungen unterworfen waren. Die gleiche Erklärung begegnet auch dem scheinbaren Widerspruch, auf den COOPE (1979) nach dem Studium subfossiler Käfer hinweist: Einerseits ist festzustellen, dass viele Käferarten seit dem Pliozän identisch mit heutigen Arten sind, anderseits gibt es zahlreiche Fälle potenzierter Beschleunigung der Evolution von Arthropoden in kleinräumigen Refugien. Dieselbe überraschende Feststellung trifft WUNDERLICH (1986), der unter hunderten von adulten Männchen individuen- und artreich vorkommender Spinnengattungen in Bernstein nicht ein einziges Beispiel für einen Übergang zwischen nahestehenden Arten fand, wo doch der Baltische Bernsteinwald mehrere Millionen Jahre — ev. sogar 10-20 mio J. — existierte.

Auch bei Spinnen fällt aus besser untersuchten Regionen der Alpen immer wieder die unterschiedliche Häufung der Endemiten auf; bevorzugte Gebiete sind etwa die Dolomiten, Brescianer und Trientiner Alpen (THALER 1984), die Meeralpen (BRIGNOLI 1978*b*, 1981) die Südostalpen (DEELEMAN-REINHOLD 1978, NIKOLIC & POLENEC 1981 etc.). So ist für Slowenien mit ca. 6% endemischen von insgesamt 530 heute bekannten Arten zu rechnen. Die meisten Endemiten stellen die folgenden Familien: Linyphiidae, Dysderidae, Agelenidae, Leptonetidae, Nesticidae. In den Nord- und Zentralalpen sind alpine Endemiten insbesondere in hochalpinen Lagen beheimatet; ihr Anteil steigt mit zunehmender Seehöhe an, die höchsten Lebensräume werden von arktisch-alpinen und alpin-endemischen Arten beherrscht. Dies deckt sich mit Befunden bei anderen Organismen (s. v. a. JANETSCHEK 1956, SCHMOELZER 1962). *Kleinräumige* Endemiten finden sich besonders unter den Spinnen der Süd- und Randalpen, dort auch in tieferen Lagen.

Weitet man die Betrachtungen von den Alpen auf glazial weniger beeinflusste Gebirge des Mittelmeerraumes aus (MESSERLI 1967), so wird aufgrund der Klimageschichte deutlich, dass eine Gliederung der Endemiten auch in historischer Hinsicht erforderlich ist. Dass hierbei die Höhlenfauna nicht überbewertet werden darf, darauf hat BRIGNOLI (1980) mit Nachdruck hingewiesen, haben doch isolierte Höhlenformen als nahe Verwandte verbreiteter Freilandarten die gleiche Ursache wie die Zahl der Endemiten generell: räumliche Isolation und komplizierte Klimageschichte. Keinesfalls aber darf ihr *a priori* ein hohes Alter zugeschrieben werden.

Mit der Frage nach einer historischen Gliederung der Endemiten ist zugleich die Frage nach deren Herkunft gestellt. Eine umfassende Beurteilung für die Flora liefert OZENDA (1985). Die Zusammensetzung der heutigen Alpenflora — im Vergleich mit anderen europäischen und asiatischen Gebirgen — ist durch folgende Prozesse determiniert [1]:

1. Ausdifferenzierung einer orophilen Flora während der Auffaltung und Heraushebung der Alpen (mesoalpine Spätphase der Auffaltung: Oberes Eozän/Oligozän, neoalpine Phasen: Unteres/mittleres Miozän, d. h. 40-12 mio J. v. h., die Heraushebung um 3-5 mio J. verzögert),

   1.1. aus der subtropischen/arktotertiären Flora (heutige Relikte: *Juniperus thurifera, Berardia lanuginosa*); dieser Anteil hat im Obermiozän rasch abgenommen, letzte Reste sind im Pleistozän weitgehend vernichtet worden;

   1.2. an Ort und Stelle entstandene Arten des temperierten Klimas (differenziert nach holarktischem und mediterranem Kontingent);

   1.3. Arten, die durch Migration aus anderen Gebirgen, insbesondere Zentralasiens eingewandert sind.

2. In der glazialen Krise wurde das arktotertiäre Kontingent beinahe vollständig vernichtet, während die Arten der temperierten Zonen in Refugien abgedrängt wurden. Gleichzeitig hat durch Zustrom sibirischer Pflanzen ein starker Florenwandel eingesetzt. Von besonderem Interesse sind neben arktoalpinen Arten die arkto-alpin-altaischen. So sind Indizien für die Wichtigkeit der asiatischen Gebirge etwa die Gattungen *Primula* und *Pedicularis* (in asiatischen Gebirgen mit hunderten von Arten, in europäischen einige Dutzend, noch weniger in Nordeuropa, dort mehrheitlich orophil).

3. Die spät- und postglaziale Einwanderung, welche zur heutigen Flora führte, ist durch zahlreiche pollenanalytische Untersuchungen belegt (s. z. B. KRAL 1979) und muss nicht besonders hervorgehoben werden.

Für Fauna und Flora waren- und dies dürfte auch für die Interpretation von Formen wie *Vesubia* und *Louisfagea* von grosser Bedeutung sein — am Ende des Tertiärs die zunehmenden spättertiären Klimaverschlechterungen von grösster Wichtigkeit. Nach MEDUS & PONS (1980) und MAI (1981) wurde die seit der Oberkreide reich entwickelte paläo(boreo)tropische Flora (immergrün) im Eozän durch den Zustrom arktotertiärer (sommergrüner) Elemente von Norden her durchdrungen. An der Wende Obereozän/Unteroligozän (40 mio J.) erfolgte eine merkliche Abkühlung, verbunden mit Meeresregressionen. Die entscheidende Wende im Obermiozän brachte das Auftreten echter mediterraner Florenelemente (Trockenflora), im Zusammenhang mit der Aridisierung des Klimas und dem Zerfall der Tethys [1]. Erst in diese Zeit fällt die Entwicklung rezenter europäischer und vorderasiatischer Gehölze, ebenso die Ausbildung einer Krautflora (Anteil der Krautflora im Eozän: 5% aller Arten, im Miozän 43-72%). Bereits am Ende des Tertiärs ist daher die autochthone, westeurasiatische paläo(sub)tropische Primärflora weitestgehend erloschen und nur noch in Reliktbeständen vorhanden. Die Beobachtungen über die Formenkonstanz der Flora bis zurück ins Miozän sowie dem Aussterben von Arten deckt sich mithin völlig mit den bereits erwähnten Erfahrungen an subfossilen und fossilen

[1] Diskussion der Herkunft der mediterranen Flora: DENIZOT & SAUVAGE 1980.

Käfern durch COOPE (1979): In nachvollziehbaren Entwicklungslinien stehen in der Regel erst obermiozäne Käfer ausserhalb der Variationsbreite der rezenten Arten. Im Gegensatz zu vielen Säugern ist bei ihnen die Evolution im Pliozän/Pleistozän sehr langsam abgelaufen.

Die Schlussphase der alpinen Orogenese fällt ins untere und mittlere Miozän (25-12 mio J.), während die Jurafaltung, aber auch die Faltung der subalpinen Molasse ihren Höhepunkt im oberen Miozän und im Pliozän erreichte (12-2 mio J.). Mit der Aridisierung und dem Zerfall der Tethys lag auch das Mittelmeerbecken im Obermiozän und Pliozän mehrfach weitgehend trocken. Diese spättertiären Abkühlungs- und Aridisierungsphasen, welche wesentliche Veränderungen der Landökosysteme verursachten, sind auch aus dem marinen Milieu gut dokumentiert (Übersicht bei DEBRAND-PASSARD *et al.* 1984).

Zum Verständnis der Südwestalpen können die Befunde von Korsika beitragen, das auch arachnologisch besondere Verhältnisse aufweist, dessen Häufung von Paläoendemiten jedoch in besser untersuchten Organismen dokumentiert ist. GIUDICELLI (1975) unterscheidet — in Anlehnung an FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) und CONTANDRIOPOULOS (1962) — folgende Kategorien in der Süsswasserfauna[2]:

1. Paläoendemiten («endémiques par conservation, dont l'origine remonte au tertiaire»),

2. Schizoendemiten:

   — geographische Untergliederung nach folgenden Kategorien: a) weit über Europa verteilte Taxa, b) auf das westliche Mittelmeer beschränkte, c) im ganzen Mittelmeerraum anzutreffende;

   — historische Untergliederung: älteste (mit verwandten Formen in Nordafrika, Differenzierung zu Beginn des Tertiärs oder früher), mittlere (mit verwandten Formen auf der iberischen Halbinsel, Differenzierung nach der Abtrennung der sardokorsischen Mikroplatte), jüngste oder rezente (entwickelt im unteren oder mittleren Quartär, anlässlich der biogeographischen Ausdifferenzierung von Korsika, Sardinien, Elba und Ligurien). In diese letzte Kategorie fallen somit die vikarianten Endemiten Sardiniens und Korsikas.

Diese Interpretation Giudicellis hat in den letzten zwei Jahrzehnten zunehmend Stütze in den geologischen Rekonstruktionen der Entstehung des westlichen Mittelmeerbeckens gefunden (Zusammenfassung bei BOILLOT *et al.* 1984, BIJU-DUVAL *et al.* 1977): Rifting der sardo-korsischen von der iberischen Platte und damit Trennung der ursprünglich in Beziehung gestandenen kristallinen Gebirge vor 30-23 mio J., Öffnung des westlichen Mittelmeerbeckens mit Entstehen ozeanischer Kruste vor 23-19 mio Jahren.

In diesen Ablauf ist nun auch die Entwicklung der Spinnenfauna einzuordnen (vgl. WUNDERLICH 1986). Wir betrachten *Vesubia* und *Louisfagea* als Paläoendemiten, die alttertiären Ursprungs sein müssen, und von denen *Louisfagea* während der Orogenese von Alpen und Pyrenäen vikariante Endemiten ausdifferenziert hat. Im Gegensatz zu TON-

---

[1] Crise de salinité messinienne, vor 5,5-4,5 mio J.: BOCQUET 1980.

[2] Nomenklatorisch ist allerdings darauf hinzuweisen, dass sich die Gliederung der Endemiten nach FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) auf cytologische Verhältnisse stützt (Polyploidie). Ihre Begriffe Schizo-, Apo- und Patroendemit sollten besser auf Interpretationen beschränkt bleiben, die sich tatsächlich aus cytologischen Untersuchungen ableiten.

GIORGI sind wir der Auffassung, dass *Vesubia* bereits im Jungtertiär reliktären Charakter aufgewiesen haben muss. Die Art ist vergleichbar mit *Berardia lanuginosa,* wobei allerdings das Areal wesentlich stärker eingeschränkt ist (etwa wie bei *Saxifraga florulenta*). Nachdem nirgendwo eine verwandte Form bekannt ist, scheint eine Einwanderung aus asiatischen Gebirgen eher unwahrscheinlich. Vielmehr ist anzunehmen, dass es sich um ein in-situ-Relikt einer im Tertiär ausgestorbenen Gattung handelt.

Wie aus der klimatischen Entwicklung zu schliessen ist, muss das *Pleistozän* in noch stärkerem Masse auf Flora und Fauna gewirkt haben als die früheren Epochen. Das Resultat war eine sukzessive Abnahme tertiärer Elemente, die in den frühen quartären Warmzeiten sogar noch in Mitteleuropa vertreten waren (Flora: *Taxodium, Sequoia, Sciadopitys, Cupressus, Castanea, Magnolia:* KRAL, 1979). Erst ab Günz-Mindel-Interglazial ist die Flora ausgesprochen quartär, wobei am Alpensüdrand Refugien für wärmeliebende Arten lagen (BAZILE-ROBERT *et al.* 1980; Ligurische Refugien: RENAULT-MISKOVSKY 1972).

Zusammenfassende klimageschichtliche Interpretationen zeigen für das Hochwürm die folgenden Verhältnisse auf: In ganz Mitteleuropa herrschte Permafrost (KAISER 1960, revidierte Karte in WASHBURN 1979); die Grenze des kontinuierlichen Dauerfrostbodens lag in den Meeralpen erheblich oberhalb der eustatisch abgesenkten Küstenlinie gegen die subalpine Stufe des Alpenkammes. In tieferen Lagen der Meeralpen fanden sich Gebiete mit diskontinuierlichem Permafrost vor. In der Poebene wird mit Baum- und Strauchtundra gerechnet, während entlang der Küste des Ligurischen und Tyrrhenischen Meeres boreale Wälder überleben konnten. Im Rhonetal wuchsen bis auf die Höhe der Isère-Mündung auenwaldähnliche Pionierwälder. Das Überleben anspruchsvollerer Pflanzen- und Tierarten in küstennahen Refugien konnte beispielsweise aus Nizza (Terra Amata: MOURER & RENAULT 1980, DEBRAND-PASSARD *et al.* 1984) und der grotte du Prince/Grimaldi (RENAULT-MISKOVSKY 1972) dokumentiert werden. In den höheren Lagen des Untersuchungsgebietes ist die spät- und postglaziale Vegetationsentwicklung durch ein Pollenprofil vom Lac Long inférieur (2090 m) belegt (BEAULIEU 1978).

Untersuchungen der Spinnenfauna im Bereich heutiger Permafrostgebiete — unter Vernachlässigung der Verinselungseffekte und anderer einschränkender Bedingungen — aus Nordeuropa führen zu folgenden Grössenordnungen der Artenvielfalt:

Gebiete ausserhalb des diskontinuierlichen Permafrostes in Skandinavien (68-69°N) (PALMGREN 1965*a, b,* HOLM 1945, KOPONEN 1984)	150-216 Arten
Gebiete in diskontinuierlichem Permafrost Grönlands (64-69°N, HOLM 1967)	64 Arten
Gebiete in kontinuierlichem Permafrost Spitzbergens (78°N, HOLM 1958, durchschnittl. Jahrestemp. −7,7°C; THALER 1975)	16 Arten

In den Zentralalpen ist Permafrost mit hoher Wahrscheinlichkeit anzutreffen oberhalb 2600 m (bei N-Exposition) bzw. 3000 m (bei S-Exposition) in Steillagen, in Hangfusslagen bereits 50-300 m darunter (HAEBERLI 1975). Klimatisch ist die Grenze der mittleren Jahrestemperatur von −2°C von entscheidender Bedeutung.

In den Ötztaler Alpen nimmt die Gesamtartenzahl der Spinnen vom hochsubalpinen Wald/Zwergstrauchheide (1800 m) mit 142 Arten über die Grasheidestufe mit 81, die Rasenfragmentstufe mit 32 auf 8 Arten in der Kryptogamenstufe (3200 m) ab (THALER

1979). Von einer gewissen Bedeutung ist die Feststellung, dass verschiedene Spinnen auch unter Schnee aktiv sein können (AITCHINSON 1978). Dem entspricht auch die Unterkühlungsfähigkeit vieler Arten der Bodenstreu (KIRCHNER 1987, SCHAEFER 1977). Die Entwicklungszeit von Lycosiden kann in höheren Lagen von zwei auf drei Jahre ausgedehnt sein (CZERMAK 1981). Die Unterkühlungsfähigkeit überwinternder Spinnen schliesslich, die in Beziehung zum Letalbereich steht, wurde mit −4 bis −34°C bestimmt (KIRCHNER 1987).

Von besonderer Bedeutung sind nun aber die für die Bodenfauna massgebenden mikroklimatischen Bedingungen in diesen Lagen. MOSER (1973) hat auf 3184 m (Jahresmittel −6°C) im Juli-Oktober 1969 auf 20 cm Höhe immerhin maximale Lufttemperaturen von 16°C gemessen (ausführliche Darstellung der Temperaturverhältnisse am Hohen Nebelkogel bei MOSER *et al.* 1977); CERNUSCA (1977) konnte in einem Curvuletum auf 2300 m in Tagesgängen um 13 Uhr 35°C am Boden nachweisen, 20°C auf 2 cm, 18°C auf 10 cm Höhe. Um 16 Uhr betrugen die Werte noch 23/13/12°C. WALTER & BRECKLE (1986) zitieren Beispiele aus dem hohen Norden: In Westgrönland können in der Pflanzenschicht im Hochsommer 29-33°C, in Schwedisch-Lappland in *Deschampsia*-Polstern 35-45°C erreicht werden. HAEBERLI schliesslich (1975) ermittelte auf 2780 m in den Alpen 1,5 m über einem Permafrostkern an der Bodenoberfläche 13°, in 10 cm Tiefe betrug die Temperatur immerhin noch 12°C. Die Beispiele liessen sich vermehren.

Nun stellt sich jedoch die Frage, ob diese heutigen Befunde einfach auf die glazialen Epochen übertragen werden können. Nach Ansicht der meisten Autoren paläoklimatischer Untersuchungen waren die Feuchtigkeitsverhältnisse in den Höchstständen quartärer Vereisungen grundlegend verschieden von der heutigen Situation im Alpenraum: Es herrschte ein kaltes Steppenklima, mit um 10-15° abgesenkten Durchschnittstemperaturen gegenüber heute, einer Permafrostdepression von gegen 3000 m und um mindestens 50-70% reduzierten Niederschlägen (HAEBERLI 1983). FRENZEL (1980) postuliert für das Alpenvorland gar Niederschlagsmengen von ca. 120 mm/Jahr. Die Alpennordseite war nach HAEBERLI & PENZ (1985) offenbar trockener als die Alpensüdseite.

Dies hatte nun entscheidenden Einfluss auf die Strahlungsintensität (FLOHN 1985), die eine erhebliche Erwärmung der Bodenoberfläche ermöglichte. Die Verhältnisse im Alpenraum, vor allem an orographisch begünstigten Stellen, waren damit offensichtlich eher den heutigen Bedingungen im Pamir ähnlich (FRENZEL 1980, WALTER & BRECKLE 1986): Auf 3864 m werden bei einer Strahlungsintensität von 90% der Solarkonstanten 130 wolkenlose Tage (3000 Std. Sonnenscheindauer) registriert. Die mittlere Jahrestemperatur liegt bei −1 bis −2,8°C, die mittlere Julitemperatur bei 8-12°C. Dabei können Bodentemperaturen von 52-68°C erreicht werden, bei lediglich 10-30 frostfreien Nächten im Jahr. In vergletscherten Gebieten ist zusätzlich noch die erhöhte Albedo in Rechnung zu stellen.

Aufgrund dieser Vergleiche scheinen die mikroklimatischen Bedingungen im Hoch-Würm, wie dies HANTKE & SEITTER (1985) für das Alpsteingebiet postulieren, als allzu pessimistisch: Niederschlag 1500-1800 mm/J (gegenüber heute 2000-2480 mm/J), Jahresmittel −7 bis −3°C, Mittel des wärmsten Monats +1 bis +6°C, Temperatur in Bodennähe 1-4° höher. Die beiden Autoren nehmen für den Untersuchungsraum (190 km²) 2% oder 4 km² aperes Gebiet an, auf dem 250 von heute 1067 Pflanzenarten (=15%) als „jüngsttertiäre Relikte" überdauern konnten. Die oben dargelegten Indizien legen den Schluss nahe, dass orographisch bevorzugte Stellen ein wesentlich lebensfreundlicheres Mikroklima aufwiesen und damit eigentliche Überlebensnischen für zahlreiche Arten dar-

stellten, vorausgesetzt, die entsprechenden Stadien verfügten über ausreichende physiologische Frostresistenz.

Die inter- und postglaziale Wiederbesiedlung der Landschaften durch Arten aus entfernteren Refugien erfolgte z. T. sehr rasch, wie COOPE (1979) an interglazialen Käferfaunen nachwies. Die Rückwanderung der Fauna war teilweise sogar in viel kürzeren Zeitspannen möglich als diejenige der Flora, was gegenüber heutigen Verhältnissen zu völlig heterogen zusammengesetzten Lebensgemeinschaften führte. Wenn für solche Arten und Rassen die Konstanz das Resultat extrem rascher klimatischer Veränderungen ist, so erfolgte in isolierten Biotopen, aus denen mit anderen Refugialräumen kein Austausch mehr erfolgen konnte, rasche Speziation. Für derartige kurzfristige Evolutionsprozesse seit dem letzten Interglazial liefert GRAF (1980) Nachweise an Kleinsäugern. Die Vorteile der Fähigkait zu rascher Ortsveränderung werden aus der Geschwindigkeit interglazialer Klimawechsel im Quartär ersichtlich, wie sie neuerdings von WOILLARD (1979), FLOHN (1985) u. a. postuliert werden: Verschiedene Untersuchungen konnten für den mitteleuropäischen Raum das Einsetzen von Eiszeitverhältnissen aus Interstadialen mit *abrupten Abkühlungsschüben* (Zeiträume von ca. 100 Jahren) absichern. Damit war beispielsweise ein Vegetationswandel von Eichenmischwald zu *Artemisia*-Steppe verbunden.

Wenn wir nun versuchen, den Endemitenreichtum der Meeralpen auf diesen Grundlagen zu interpretieren, so rücken die folgenden Faktoren als wesentlich für die heutigen biogeographischen Verhältnisse in den Vordergrund:

— Für europäische Verhältnisse bevorzugte Überlebensregion tertiärer Floren- und Faunenelemente (für die Zeit vor dem Quartär),

— starke geomorphologische und edaphische Gliederung (horizontal und vertikal) auf engstem Raum,

— klimatisch bevorzugtes Gebiet am Südrand von Mitteleuropa und im Einflussbereich des Mittelmeeres während des Quartärs, das ein Überleben von wesentlich mehr Arten ermöglichte, als sich nach den heutigen Verhältnissen in Gletscher- und Permafrostgebieten der Alpen schliessen liesse.

Unter Berücksichtigung dieser Indizien wird in Tabelle 1 versucht, die Besonderheiten der Spinnenfauna der Meeralpen historisch-biogeographisch zu interpretieren.

Tabelle 1.

Beispiele südwestalpiner Endemiten der Spinnenfauna

Gattung/Art	Funde [1]	Interpretation	Bemerkungen/Vikarianten in benachbarten Gebirgen
1. (Hoch)-Alpiner Blockschutt [2]			
Vesubia jugorum	A.m.fr./it.	Paläoendemit	monotypische Gattung
Coelotes osellai	A.m./A.cott.	Endemovikar.	Westalpen: *C. pastor* Zentralalpen: *C. rudolfi* Ostalpen: *C. alpinus*
C. pabulator	A.m.	endemovikar. Unterart? [3]	Nominatform: Westalpen, Mt. Ventoux, Jura
Lepthyph. agnellus	A.m.fr./it.	Endemovikar.	kleinräumige Endemiten der Gattung in d. Südostalpen, s. Thaler 1984
Montan/subalpiner Blockschutt [2]			
Louisfagea rupicola	A.m./A.lig.bis tosk. Apennin	Paläoendemit	N-spanische Gebirge: *L. breuli*
Turinyphia clairi	A.m.fr. u. Secteur piém. méridional	Paläoendemit	dringt am Rand der Poebene n. Norden vor
2. Montan-subalpine Waldstandorte			
Coelotes poweri	A.m.	Endemovikar.	
Cybaeus vignai	A.m. fr./it.	Endemovikar.?	
Tegenaria ligurica	A.m.fr./it. Prov. Salerno	?	Südital. Fund nicht interpretierbar
Harpactocrates intermedius	A.m.fr./it.	Endemovikar.	Apennin: *H. apenninicola* Pyrenäen: *H. ravastellus?* (Thaler & Madlener 1979)
3. Höhlen, Freilandvorkommen, bes. in Blockschutt			
Zahlreiche Arten aus folgenden Gattungen: *Leptoneta* *Nesticus* *Troglohyphantes* *Lepthyphantes*		Endemovikar.	s. Brignoli 1971a, 1978b, 1979a, b etc. Deeleman-Reinhold 1978, Thaler 1984, 1986 etc.

[1] A.m. Alpes maritimes
fr./it. françaises/italiennes
A. cott. Alpes cottiennes.

[2] Die Höhenlage bezieht sich auf den Vorkommensschwerpunkt.

[3] Die Vertreter der A.m. erinnern an polyploide Pflanzen.

ZUSAMMENFASSUNG

Aus dem an Endemiten reichen Gebiet der Meeralpen (F) werden neue faunistische und ökologische Erkenntnisse über die folgenden bemerkenswerten Spinnen mitgeteilt:

Vesubia jugorum (Simon) (Lycosidae), *Coelotes osellai* De Blauwe, *C. pabulator* Simon, *C. poweri* Simon, *Cybaeus vignai* Brignoli? (Beschreibung des Männchens), *Tegenaria ligurica* Simon (Agelenidae), *Louisfagea rupicola* (Simon), *Centromerus pasquinii* Brignoli, *Lepthyphantes agnellus* n. sp., *Turinyphia clairi* (Simon) (Linyphiidae).

Es wird versucht, die Herkunft dieser südwestalpinen Spinnenfauna mit der Entwicklung von Klima und Flora seit dem Tertiär in Beziehung zu setzen. Einige der diskutierten Arten werden in der Folge als Paläoendemiten, andere als Endemovikarianten interpretiert.

LITERATUR

AITCHINSON, C. W. 1978. Spiders active under snow in southern Canada. *Symp. zool. Soc. London* 42: 139-148.

BARBERO, M. 1968. L'endémisme dans les Alpes maritimes et ligures. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 114 (1967): 179-199.

BARBERO, M., P. G. BONO, P. OZENDA et G. P. MONDINO. 1973. Carte écologique des Alpes au 1: 100 000: feuilles de Nice-Menton et Viève-Cuneo (R 20). *Doc. Cartogr. Ecol.* 12: 49-76.

BAZILE-ROBERT, E., J.-P. SUC et J.-L. VERNET. 1980. Les flores méditerranéennes actuels jusqu'au début du Miocène. *Naturalia Monspeliensia,* numéro hors série: 33-40.

BOCQUET, G. 1980. Crise de salinité messinienne et floristique méditerranéenne. *Naturalia Monspeliensia,* numéro hors série: 21-31.

BEAULIEU, J. de. 1978. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. *Thèse, Marseille,* 358 pp.

BIJU-DUVAL, B., J. DERCOURT and X. LE PICHON. 1977. From the Tethys ocean to the mediterranean seas: A plate tectonic model of the evolution of the western alpine system. Internat. Symp. on the structural history of the mediterranean basin, 1976. *Technip, Paris:* 143-164.

BOILLOT, G., L. MONTADERT, M. LEMOINE et B. BIJU-DUVAL. 1984. Les marges continentales actuelles et fossiles autour de la France. *Masson, Paris,* 342 pp.

BRIGNOLI, P. M. 1971*a*. Note su ragni cavernicoli italiani. *Fragm. Entomol.* 7: 121-229.

— 1971*b*. Contributo alla conoscenza degli Agelenidae italiani. *Fragm. Entomol.* 8: 57-142.

— 1972. Catalogo dei ragni cavernicoli italiani. *Quad. Spel. (Roma)* 1: 1-212.

— 1975. Ragni d'Italia 25. Su alcuni ragni cavernicoli dell'Italia settentrionale (Araneae). *Notiz. Circ. Spel. Romano* 20: 1-35.

— 1977. Ragni d'Italia 27. Nuovi dati su Agelenidae, Argyronetidae, Hahniidae, Oxyopidae e Pisauridae, cavernicoli ed epigei. *Quad. Circ. speleol. «V. Rivera»* 2: 3-117.

— 1978*a*. Quelques notes sur les Agelenidae, Hahniidae, Oxyopidae et Pisauridae de France et d'Espagne. *Revue suisse Zool.* 85: 265-294.

— 1978*b*. Ragni cavernicoli italiani. *Lav. Soc. it. Biogeogr.* 7: 57-92.

— 1979*a*. Sur quelques araignées cavernicoles des Alpes-Maritimes françaises et italiennes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 115: 316-366.

— 1979*b*. Ragni d'Italia 31. Specie cavernicole nuove o interessanti. *Quad. Circ. speleol. ,,V. Rivera''* 5: 3-48.

— 1980. La valeur biogéographique des araignées cavernicoles. *Verh. 8. int. Arachnologenkongr. Wien:* 427-432.

— 1981. Vue d'ensemble sur les araignées d'Italie. *Atti Soc. Tosc. Nat., Mem., ser. B.* 88 (suppl.): 223-233.

— 1985. Aggiunte e correzioni al ,,Catalogo dei ragni cavernicoli Italiani''. *Mem. Mus. Civ. st. nat. Verona (II ser.), sez. Biol.* 4: 51-64.

Cernusca, A. 1977. Bestandesstruktur, Mikroklima, Bestandesklima und Energiehaushalt von Pflanzenbeständen des alpinen Grasheidegürtels in den Hohen Tauern. *Veröff. MaB-Hochgebirgsprogramms ,,Hohe Tauern'',* Bd. 1: 25-45.

Coope, G. R. 1979. Late cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, Biogeography, and Ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1979/10: 247-267.

Czermak, B. 1981. Autökologie und Populationsdynamik hochalpiner Araneen. *Veröff. MaB-Hochgebirgsprogramms ,,Hohe Tauern'',* Bd. 4: 101-151.

De Blauwe, R. 1973. Révision de la famille des Agelenidae (Araneae) de la région méditerranéenne. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 49: 1-111.

— 1975. Deuxième contribution à l'étude des Agelenidae des collections du Musée d'histoire naturelle de Vérone. *Boll. Mus. civ. Stor. nat. Verona* 2: 145-154.

Debrand-Passard, S., S. Courbouleix et M.-J. Lienhardt. 1984. Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mém. BRGM Fr.,* No. 125, 615 pp.

Debrand-Passard, S. et S. Courbouleix. 1984. Synthèse géologique du Sud-Est de la France. *Mém. BRGM Fr.,* No. 126, Atlas.

Deeleman-Reinhold, C. L. 1978. Revision of the cave-dwelling spiders of the genus *Troglohyphantes* Joseph (Linyphiidae), with special reference to the yugoslav species. *Slov. Akad. Znan. Umetn. Razr. Prirod.* 23: 1-221.

Denizot, M. et C. Sauvage. 1980. La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circumméditerranéennes. Colloque de la Fondation L. Emberger, Montpellier 9-10 avril 1980. *Naturalia Monspeliensia,* numéro hors série, 237 pp.

Dresco, E. et M.-L. Celerier. 1976. Etude des Tégénaires. *Tegenaria ligurica* Simon 1916. *Ann. Spéléol.* 31: 219-221.

Favarger, C. et J. Contandriopoulos. 1961. Essai sur l'endémisme. *Bull. Soc. bot. Suisse* 71: 384-408.

Flohn, H. 1985. Das Problem der Klimaänderungen in Vergangenheit und Zukunft. *Wiss. Buchges. Darmstadt,* XVIII + 228 pp.

Frenzel, B. 1980. Das Klima der letzten Eiszeit in Europa. In: Oeschger, H., B. Messerli & M. Svilar: Das Klima. *Springer, Berlin,* 296 pp.

Giudicelli, J. 1975. Analyse de l'endémisme dans la faune des eaux courantes de la Corse. *Ecologia Mediterranea* 1: 133-147.

Graf, J.-D. 1980. Génétique biochimique, taxonomie et évolution des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). *Diss. Lausanne,* 135 pp.

Haeberli, W. 1975. Untersuchungen zur Verbreitung von Permafrost zwischen Flüelapass und Piz Grialetsch (Graubünden). *Mitt. Versuchsanst. Wasserbau, Hydrologie u. Glaziologie, ETH Zürich,* No. 17, 221 pp.

— 1983. Permafrost-glacier relationships in the Swiss Alps — today and in the past. *Permafrost: Fourth Internat. Conf. Proceedings:* 415-420.

HAEBERLI, W. and U. PENZ. 1985. An attempt to reconstruct glaciological and climatological characteristics of 18 ka BP ice age glaciers in and around the Swiss alps. *Z. Gletscherkde u. Glazialgeol.* 21: 351-361.

HANTKE, R. und H. SEITTER. 1985. Vermochten an nie vereisten Lagen im Alpstein jüngsttertiäre Florenrelikte die Eiszeiten zu überdauern? *Ber. St.-Gall. Naturwiss. Ges.* 82: 57-107.

HELSDINGEN, P. J. van. 1982. Quelques remarques sur les Linyphiidae mentionnés par Di Caporiacco. *Rev. Arachnol.* 3: 155-180.

HOLM, A. 1958. The spiders of the Isfjord Region of Spitsbergen. *Zool. Bidrag, Uppsala* 33: 29-67.

— 1967. Spiders (Araneae) from West Greenland. *Medd. Grønland* 184: 99 pp.

JANETSCHEK, H. 1956. Das Problem der inneralpinen Eiszeitüberdauerung durch Tiere (Ein Beitrag zur Geschichte der Nivalfauna). *Oest. zool. Z.* 6: 421-506.

KAISER, L. 1960. Klimazeugen des periglazialen Dauerfrostbodens in Mittel- und Westeuropa. *Eiszeitalter und Gegenwart* 11: 121-141.

KIRCHNER, W. 1987. Behavioral and physiological Adaptations to Cold. In: NENTWIG, W. (Ed.): Ecophysiology of Spiders. *Springer, Berlin,* 448 pp.

KOPONEN, S. 1984. Araneae of Inari Lapland. *Kevo Notes* 7: 15-21.

KRAL, F. 1979. Spät- und postglaziale Waldgeschichte der Alpen aufgrund der bisherigen Pollenanalysen. *Veröff. Inst. f. Waldbau, Univ. f. Bodenkultur, Wien,* 175 pp.

KULZCYNSKI, W. 1906. Fragmenta arachnologica IV. *Bull. Acad. Cracovie* (1906): 417-476.

MAI, D. H. 1981. Entwicklung und klimatische Differenzierung der Laubwaldflora Mitteleuropas im Tertiär. *Flora* 171: 525-582.

MAURER, R. 1982*a*. Zur Kenntnis der Gattung *Coelotes* (Araneae, Agelenidae) in Alpenländern I. *Revue suisse Zool.* 89: 313-336.

— 1982*b*. Zur Kenntnis der Gattung *Coelotes* (Araneae, Agelenidae) in Alpenländern II. *Boll. Mus. civ. St. nat. Verona* 8: 165-183.

MEDUS, J. et A. PONS. 1980. Les prédécesseurs des végétaux méditerranéens actuels jusqu'au début du Miocène. *Naturalia Monspeliensia,* numéro hors série: 11-20.

MESSERLI, B. 1967. Die eiszeitliche und die gegenwärtige Vergletscherung im Mittelmeerraum. *Geogr. Helv.* 22: 205-228.

MOSER, W. 1973. Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station ,,Hoher Nebelkogel" (3184 m). In: ELLENBERG, H. 1973. Ökosystemforschung. *Springer, Berlin:* 203-223.

MOSER, W., W. BRZOSKA, K. ZACHHUBER & W. LARCHER. 1977. Ergebnisse des IBP-Projektes ,,Hoher Nebelkogel 3184 m". *Sitz. ber. österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl (I)* 186: 387-419.

MOURER-CHAUVIRE, C. et J. RENAULT-MISKOVSKY. 1980. Le paléoenvironnement des chasseurs de Terra Amata (Nice, Alpes-Maritimes) au pleistocène moyen. La flore et la faune de grands mammifères. *Géobios* 13: 279-287.

NIKOLIC, F. et A. POLENEC. 1981. Catalogus Faunae Jugoslaviae III/4: Araneae. *Ljubljana,* 135 pp.

OZENDA, P. 1981. Végétation des Alpes sud-occidentales. *Centre Nat. Rech. Scient., Paris,* 258 pp.

— 1985. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. *Masson, Paris,* 331 pp.

PALMGREN, P. 1965*a*. Die Spinnenfauna der Gegend von Kilpisjärvi in Lappland. *Acta zool. fenn.* 110, 70 pp.

— 1965*b*. Spinnenfunde aus der Fjeldgruppe Pallastunturi sowie aus Muonio und Enontekiö. *Comment. Biol. (Soc. Sc. Fenn.)* 26: 1-21.

Pawlowski, B. 1969. Der Endemismus in der Flora der Alpen, der Karpaten und der balkanischen Gebirge im Verhältnis zu den Pflanzengesellschaften. *Mitt. ostalp.-dinar. pflanzensoz. Arbeitsgem., Camerino,* 9: 167-178.

— 1970. Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Vegetatio* 20: 181-243.

Renault-Miskovsky, J. 1972. Contribution à la paléoclimatologie du midi méditerranéen pendant la dernière glaciation et le post-glaciaire, d'après l'étude palynologique du remplissage des grottes et abris sous roche. *Bull. Mus. Anthropol. Préhist. Monaco* 18: 145-210.

Schaefer, M. 1977. Winter ecology of spiders (Araneida). *Z. ang. Entom.* 83: 113-134.

Schmölzer, K. 1962. Die Kleintierwelt der Nunatakker als Zeugen einer Eiszeitüberdauerung. *Mitt. zool. Mus. Berlin* 38: 172-399.

Thaler, K. 1975. Über einige Spinnen aus Spitzbergen. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 48: 437-442.

— 1976*a*. Endemiten und arktoalpine Arten in der Spinnenfauna der Ostalpen. *Ent. Germ.* 3: 135-141.

— 1976*b*. Two remarkable relict Arachnids from northern Italy: *Sabacon simoni* Dresco (Opiliones: Ischyropsalididae), *Louisfagea rupicola* (Simon) (Araneae: Tetragnathidae?). *Bull. Br. arachnol.* Soc. 3: 205-210.

— 1979. Fragmenta Faunistica Tirolensia, IV. *Veröff. Mus. Ferdinandeum (Innsbruck)* 59: 49-83.

— 1980. Die Spinnenfauna der Alpen. Ein zoogeographischer Versuch. *Verh. 8. int. Arachnologenkongr. Wien:* 389-404.

— 1984. Weitere *Lepthyphantes*-Arten der *mughi*-Gruppe aus den Alpen. *Revue suisse Zool.* 91: 913-924.

— 1986. Über einige Funde von *Troglohyphantes*-Arten in Kärnten (Österreich). *Carinthia* II, 176./96. Jg.: 287-302.

Thaler, K. und I. Madlener. 1979. Die *Harpactocrates*-Arten der Westalpen. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 52: 359-367.

Tongiorgi, P. 1968. Su alcuni ragni italiani della famiglia Lycosidae. *Mem. Mus. civ. St. nat. Verona* 16: 107-112.

— 1969. *Vesubia jugorum* (Simon) — un ragno licoside endemico delle Alpi marittime. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Mem. B* 75: 255-264.

Walter, H. und S.-W. Breckle. 1986. Ökologie der Erde, Bd. 3: Spezielle Ökologie der Gemässigten und Arktischen Zonen Euro-Nordasiens. *G. Fischer, Stuttgart,* IX + 587 pp.

Washburn, A. L. 1979. Geocryology — a survey of periglacial processes and environments. *E. Arnold, London,* 406 pp.

Woillard, G. 1979. Abrupt end of the last interglacial s. s. in north-east France. *Nature* 281: 558-562.

Wunderlich, J. 1986. Fossile Spinnen in Bernstein und ihre heute lebenden Verwandten. *Bauer, Wiesbaden,* 283 pp.